сов 4—7-гранных, слегка округленных ячеек. Ячейки 1-го пояса удлиненные, умеренно широкие, их длина в 1,5—2,5 раза превышает ширину, соединены незначительной частью длины. У исследованных экземпляров их насчитывалось 7—8 (рис. 6, *38*). Скульптура латеральной поверхности яйца в виде 4—7-гранных ячеек с неширокими ребрами, вдоль которых тянется слабо выраженная продольная бороздка. Дыхательные поры некрупные, четко выражены (рис. 6, *39*).

Grunberg K. Notodontidae // Seitz A. Die Gross-Schmetterlinge der Erde.— Stuttgart: Kernen, 1912.— Abt. 1; Bd. 2.— S. 284—319.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 29.12.84

УДК 595.425 : 591.473.2

В. Т. Горголь, А. В. Ястребцов

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА КЛЕЩА CHEYLETUS ERUDITUS (TROMBIDIFORMES, CHEYLETIDAE)

Клещ *Cheyletus eruditus* — типичный представитель семейства Cheyletidae (Волгин, 1969). Обладая большой экологической пластичностью (Boczek, 1959; Hughes, 1959), огромной широтой трофических связей и высоким уровнем морфофункциональных адаптаций к хищничеству (Горголь, Барабанова, 1979; Горголь, 1985), он является активным регулятором численности вредных членистоногих и клещей (Родионов, Фурман, 1940; Pulpan, Verner, 1965). Последнему в значительной степени способствует повышенная двигательная активность *Ch. eruditus*. В основе такой двигательной активности этого хищника лежит, вероятно, специализация его мышечной системы, которая, однако, никем специально не исследовалась. Изучение этой системы у данного вида и было задачей настоящего исследования.

Материал и методы. Результаты работы основаны на изучении взрослых самок *Ch. eruditus* с применением биомеханических (Акимов, Ястребцов, Войтенко, 1986), гистофизиологических (Роскин, Левинсон, 1957) методов исследования. Клещей фиксировали в жидкости Буэна, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в парафин. Гистологические срезы (в трех проекциях) окрашивали кислыми гематоксилинами с докраской эозином.

Полученные результаты. Мышечная система *Ch. eruditus* функционально может быть подразделена на мышечный комплекс гнатосомы, ходильных конечностей и идиосомы.

Мышечный комплекс гнатосомы состоит из мышц хелицер, глотки, педипальп и внешних мышц гнатосомы.

Мышцы хелицер представлены двумя функциональными группами (рис. 1, *2*; 2, *1*), берут начало на дорсальной поверхности гнатосомы и заканчиваются на дорсальной и вентральной поверхностях их базального членика (табл. 1). Эти мышцы являются антагонистами, поскольку прикрепляются с двух сторон от оси артикуляции. Их сокращение вызывает поворот базального членика хелицер вокруг мыщелка, расположенного в передней части последнего. Это, в свою очередь, приводит к выдвижению терминальных члеников хелицер (стилетов) по типу ретракция — протракция.

Мускулатура глотки *Ch. eruditus*, как и других хейлетид (Summers, Witt, 1971; Акимов, Горголь, 1984) представлена исключительно дилататорами (внешними и внутренними). Их насчитывается 12 пар (рис. 1, *2*; 2, *2*; табл. 1). Начинаются эти мышцы на вентральной поверхности эпистома и заканчиваются общим сухожилием на дорсальной поверхности глотки в передней ее части (рис. 2, *2*). Сокращение дила-

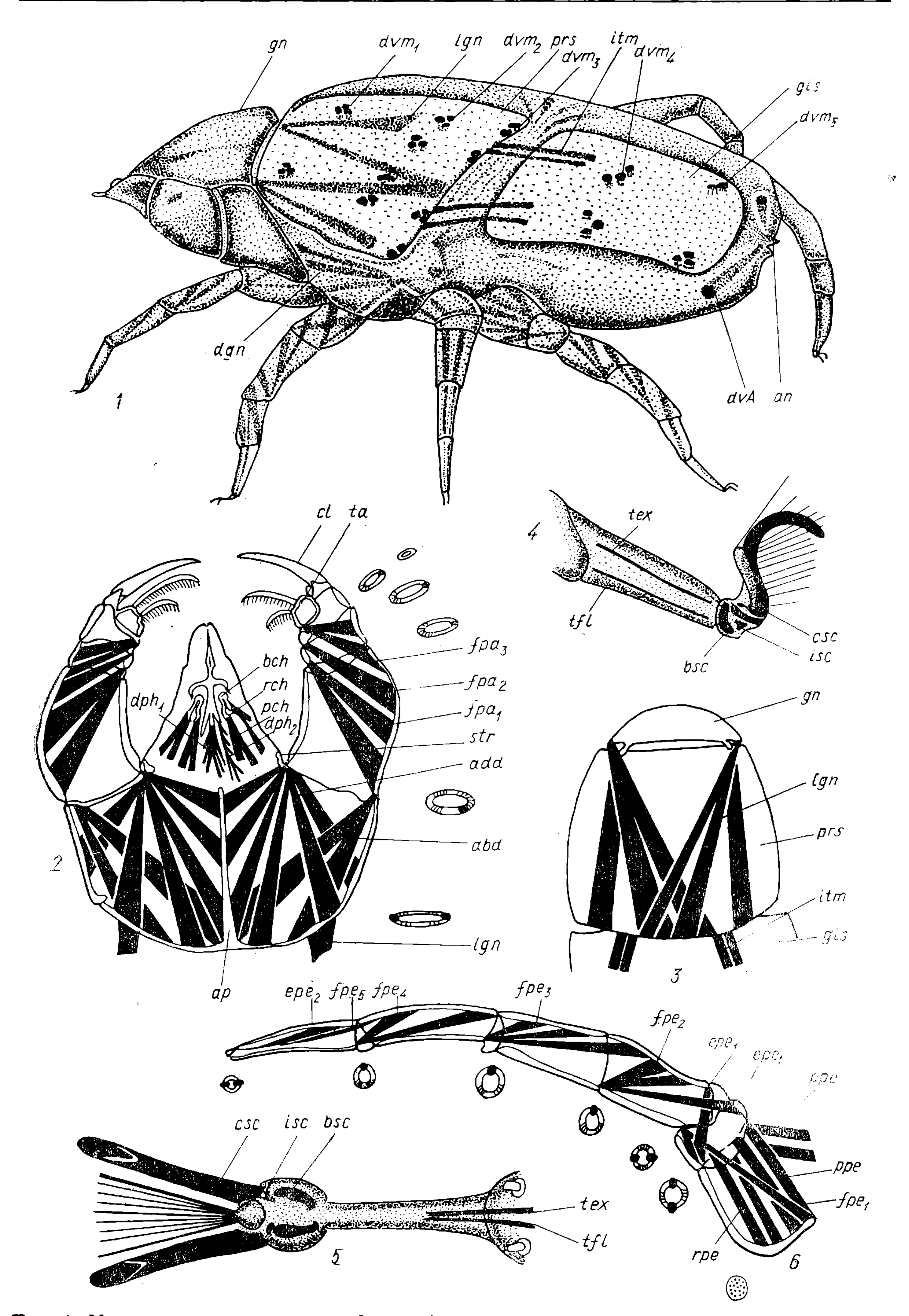


Рис. 1. Мышечная система клеща *Ch. eruditus:*

1 — расположение мышечных комплексов в идиосоме и конечностях (реконструкция); *2* — мышцы гнатосомы и расположение артикуляционных отростков в суставах педипальп; *3* — внешние мышцы гнатосомы; *4* — амбулакрум ходильной конечности (сбоку); *5* — то же (снизу); *6* — мышцы ходильных конечностей; *abd* — абдукторы педипальп; *add* — аддукторы педипальп; *an* — анальное отверстие; *ap* — вентральная аподема гнатосомы; *bch* — базальный членик хелицер; *bsc* — базальный склерит; *cl* — коготок; *csc* — когтевидный склерит; *dgn* — депрессоры гнатосомы; *dph* — дилататоры глотки; *dva* — дилататоры вагины; *dvm* — дорсовентральные мышцы; *epe* — экстензоры ног; *fpe* — флексоры ног; *gis* — гистеросомальный щит; *gn* — гнатосома; *isc* — промежуточный склерит; *itm* — дорсальные продольные мышцы; *lgn* — леваторы гнатосомы; *pch* — протракторы хелицер; *ppe* — промоторы ног; *prs* — проподосомальный щит; *rch* — ретракторы хелицер; *str* — склерит трохантера; *ta* — тарсус; *tex* — сухожилие мышц-экстензоров; *tfl* — сухожилие мышц флексоров.

Таблица 1. Мышечная система клеща Cheyletus eruditus

Название мышц	Начало	Конец
	Мышечный комплекс гнатосомы	
Мышцы хелицер:		
Ретракторы хелицер rch	Дорсальная поверхность базального членика хелицер	Дорсолатеральная задняя поверхность гнатосомы (стилофор)
Протракторы хелицер pch	Вентролатеральная поверхность базального членика хелицер	Дорсолатеральная задняя поверхность гнатосомы (стилофор)
Мышцы глотки:		
Внешние дилататоры (семь пар мышечных пучков) dph_1	Передняя дорсальная поверхность глотки	Дорсомедиальная задняя поверхность эпистома
Внутренние дилататоры (пять пар мышечных пучков) dph_2		Дорсомедиальная задняя поверхность эпистома
Мышцы педипальп:		
Аддукторы фемура add	Вентральная аподема гнатосомы (вдоль всей ее поверхности), вентральная задняя поверхность гнатосомы	Дорсолатеральная и вентролатеральная антиаксиальная поверхность фемура
Абдукторы фемура abd	Задняя поверхность гнатосомы, частично на поверхности вентральной аподемы	Дорсолатеральная и вентролатеральная аксиальная поверхность фемура
Флексоры гену fpa_1	Дорсальная (антиаксиальная) поверхность фемура	Вентролатеральная задняя поверхность гену
Флексоры тибии fpa_2	Дорсальная (антиаксиальная поверхность фемура	Вентролатеральная задняя поверхность тибии
Флексоры тарсуса fpa_3	Дорсальная (антиаксиальная) поверхность гену	Вентролатеральная задняя поверхность тарсуса
Мышцы гнатосомы:		
Леваторы гнатосомы lgn	Дорсолатеральная и дорсомедиальная поверхность проподосомального щита	Дорсолатеральная задняя ность гнатосомы
Депрессоры гнатосомы dgn	Вентролатеральная поверхность идиосомы, в районе медиальных аподем кокс II пары ног	Вентролатеральный задний край гнатосомы
	Мышечный комплекс ходильных конечностей	
Ремоторы трохантера rpe	Передняя аксиальная поверхность аподемы кокс	Внешняя латеральная поверхность трохантера
Промоторы трохантера ppe_1	Задняя аксиальная поверхность аподемы кокс	Внутренняя латеральная поверхность трохантера
Промоторы трохантера (внешние) ppe_2	Вентральная поверхность идиосомы в районе между II и III парой кокс	Внутренняя латеральная поверхность трохантера
Флексоры фемура fpe_1	Дорсолатеральная поверхность трохантера	Вентролатеральная задняя поверхность фемура
Экстензоры фемура epe_1	Вентролатеральная поверхность трохантера и поверхность аподемы кокс	Дорсолатеральная задняя поверхность фемура
Флексоры гену fpe_2	Дорсолатеральная поверхность фемура	Вентролатеральная поверхность гену
Флексоры тибии fpe_3	Дорсолатеральная поверхность фемура и гену	Вентролатеральная задняя поверхность тибии
Флексоры тарсуса fpe_4	Дорсолатеральная поверхность тибии	Дорсолатеральная задняя поверхность тарсуса
Флексоры амбулакрума fpe_5	Дорсолатеральная поверхность тибии	Вентральная поверхность амбулакрума
Экстензоры амбулакрума epe_2	Дорсолатеральная поверхность тарсуса	Дорсальная поверхность амбулакрума
	Мышечный комплекс идносомы	
Дорсальные продольные мышцы (две пары)	Задняя поверхность проподосомального щита	Латеральная поверхность гистеросомального щита

Продолжение приложения 1

Наименование мышц	Начало	Конец
Дорсовентральные мышцы идиосомы (пять пар групп, число пучков в группе варьирует) dvm_{1-5}	Внутренняя поверхность проподосомального и гистеросомального щитов, между дивертикулами средней кишки	Вентральная и вентролатеральная поверхность идиосомы
Дилататоры вагины (две пары коротких мышечных пучков) dva	Латеро-дорсальная поверхность опистосомы	Внутренняя поверхность стенок вагины
Мышцы дефекаторы (два мышечных пучка) dre_1	Заднедорсальная стенка опистосомы	Внутренняя поверхность кутикулярной выстилки ректума
Дилататоры ректума (четыре пары мышечных пучков) dre_2	Латерокаудальная стенка опистосомы	Внутренняя стенка акального клапана

таторов вызывает изгиб дорсальной стенки глотки — расширение ее полости, влекущее поступление пищи. Констрикторы глотки у *Ch. eruditus* не обнаружены. Сужение просвета глотки в отсутствие констрикторов происходит за счет эластичности ее стенок, что характерно как для хейлетид, так и для других тромбидиформных клещей, в частности тетранихид (Беккер, 1935; Blauvelt, 1945; Summers, Witt, 1971; Акимов, Ястребцов, 1981; Акимов, Горголь, 1984; Andre, Remacle, 1984).

Мышцы педипальп — наиболее мощные и наиболее многочисленны из всех мышц гнатосомального комплекса *Ch. eruditus*.

Они представлены многочисленными пучками мышц-антагонистов, расположенных в базальных члениках (гнатококсах), и мышцами-депрессорами в терминальных (рис. 1, *2*; 2, *1*; табл. 1). Следует отметить, что в терминальных члениках педипальп мышцы-экстензоры обнаружены не были.

Мышцы-антагонисты управляют движением первого подвижного членика педипальп. Основным местом их прикрепления служат аподема вентральной поверхности гнатосомы (вентральный гребень) и каудальная стенка гнатосомы. Мышцы-флексоры педипальп тянутся от дорсальной поверхности каждого предыдущего членика к вентральной поверхности последующего, обеспечивая, за счет сочленения члеников одномыщелковыми аксиальными суставами, сгибание фемура, гену, тибии и тарсуса в горизонтальной плоскости. Однако основное движение педипальп в горизонтальной плоскости осуществляется посредством сокращения мышц-антагонистов базальных члеников (гнатококс) и одномыщелкового аксиального сочленения с члениками педипальп. Кроме того, латеровентральное прикрепление мышц к терминальным членикам и структура суставов позволяют педипальпам совершать при асинхронном сокращении мышц также незначительные движения и в вертикальной плоскости.

Членик, гомологичный претарсусу ходильных конечностей, у *Ch. eruditus* отсутствует. Коготок педипальп *Ch. eruditus*, представляющий собой вырост предпоследнего членика (Волгин, 1969), не снабжен собственной мускулатурой. Тем не менее коготок отделен от тела предпоследнего членика — тибии — полоской артроподиальной мембраны. Это позволяет когтю отклоняться в различных направлениях.

Последняя группа мышц гнатосомального комплекса — внешние мышцы гнатосомы — состоят из 4 функциональных групп. Начинаются они на вентральной поверхности тела и внутренней поверхности проподосомального щита, а крепятся к вентральным краям гнатосомы. Сокращаясь в различных комбинациях, эти мышцы позволяют гнатосоме совершать движения в двух взаимно перпендикулярных плоско-

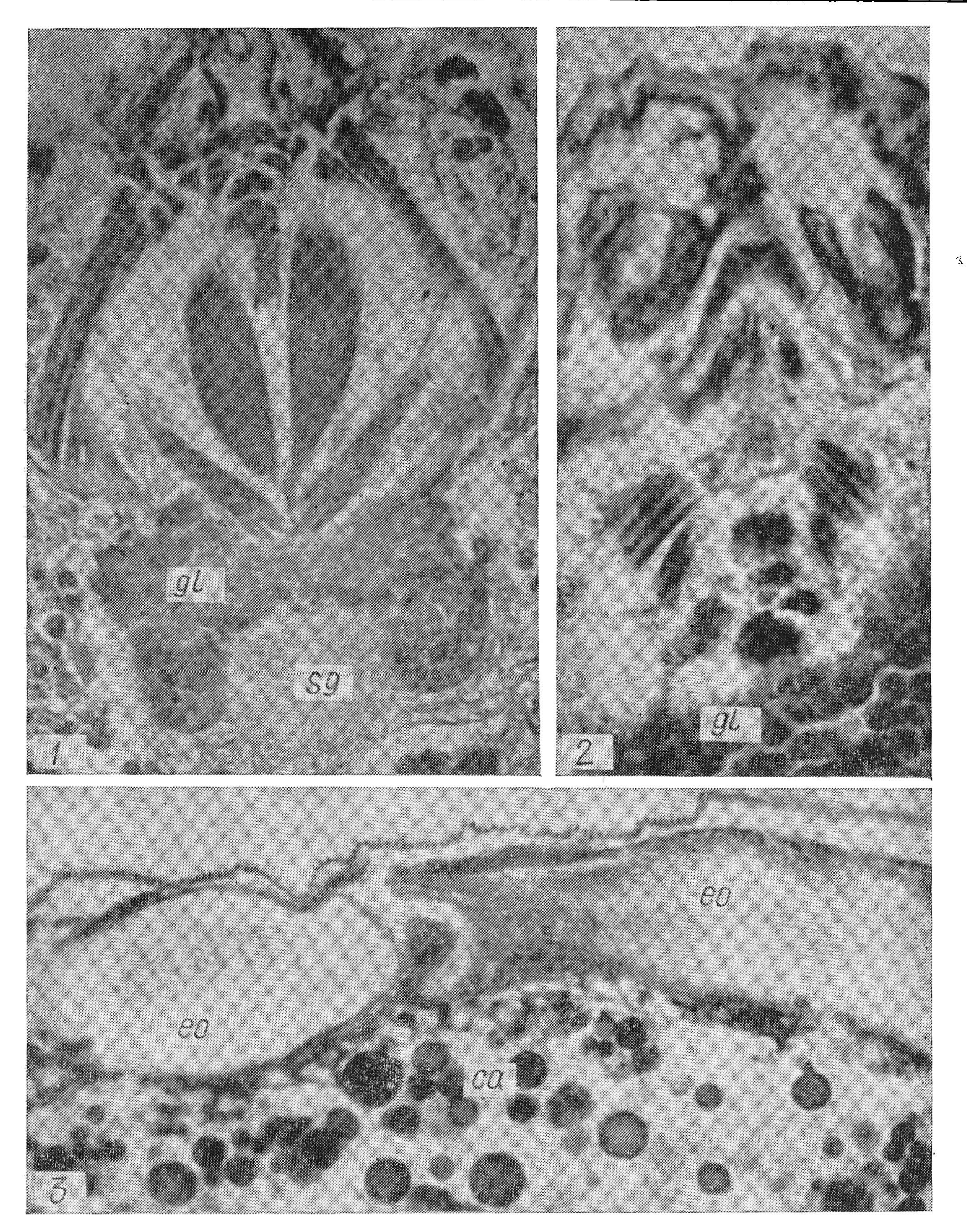


Рис. 2. Некоторые мышцы гнатосомы и идиосомы:

1 — комплекс гнатосомальных мышц (фронтальный срез)×280; *2* — дилататоры глотки (фронтальный срез)×280, *3* — дорсальные продольные мышцы идиосомы (сагиттальный срез)×140; *eo* — экскреторный орган; *ca* — дивертикулы кишечника; *gl* — слюнная железа; *sg* — синганглий.

стях. Причем в вертикальной плоскости наблюдается большая амплитуда движений, в то время как движение в горизонтальной плоскости ограничено трансверсальным одномыщелковым соединением гнатосомы с идиосомой и аподемами неподвижных кокс I пары ходильных конечностей.

Мышечный комплекс ходильных конечностей соответствует мышцам педипальп и представлен внутренними мышцами (рис. 1, *6*). Движение первых двух подвижных члеников во всех конечностях (трохантер — фемур) осуществляется за счет сокращения мышц-антагонистов и артикуляции в двумыщелковых суставах (кокса — трохантер, трохантер — фемур). При этом указанные членики, как и конечности в целом, двигаются в двух взаимно перпендикулярных плоскостях. Терминальные членики (гену, тибиа и тарсус) управляются исключительно мышцами-флексо-

рами и характеризуются двумыщелковыми суставами между собой (рис. 1, *6*).

Амбулакральный аппарат *Ch. eruditus* — небольшой, состоит из парных базальных, вставочных когтевидных и нескольких видоизмененных склеритов. Он, в отличие от предшествующих ему терминальных члеников, кроме мышц-флексоров имеет и мышцы-экстензоры. Последние берут начало на дорсальной поверхности тибии и тарсуса и прикрепляются тонкими сухожилиями к базальным склеритам амбулакрума. Наличие мышц-антагонистов, двумыщелкового сочленения с тарсусом позволяет амбулакруму (рис. 1, *4*; 1, *5*) эффективно выполнять функцию контакта с субстратом.

В мышечный комплекс идиосомы входят дорсовентральные мышцы, продольные дорсальные, ректальные и генитальные.

Первые представлены 5 парами мышечных групп, проходящими симметрично продольной оси тела между криптами кишечника. Число мышечных волокон в дорсовентральных мышцах идиосомы значительно варьирует (от 3 до 7).

Продольных дорсальных мышц идиосомы у *Ch. eruditus* 2 пары. Начинаясь на внутреннем заднем крае поверхности проподосомального щита и заканчиваясь у переднего края внутренней поверхности гистеросомального, они соединяют эти щиты, регулируют расстояние между ними и обеспечивают изгибание тела хищников в вертикальной плоскости.

Ректальные мышцы представлены двумя наборами коротких мышц-дилататоров. Первый включает 2 мышечных пучка, идущих параллельно стенке ректума (от задней дорсальной стенки опистосомы до кутикулярной выстилки ректума), второй (4 пары мышечных пучков) тянется от латерокаудальной стенки опистосомы к внутренним стенкам анального клапана (табл. 1). При сокращении этих мышц увеличивается диаметр ректума и расширяется анальное отверстие. Это облегчает дефекацию, которая осуществляется за счет давления на кишечник, создаваемого дорсовентральной мускулатурой гистеросомы.

Генитальные мышцы (2 пары мышечных пучков) берут начало на внутренней латеральной поверхности опистосомы и крепятся к внутренней поверхности стенок вагины (рис. 1, *1*; табл. 1). Действия этих мышц направлены на расширение вагины в момент яйцекладки.

Обсуждение результатов. Анализируя в целом строение мышечной системы клеща *Ch. eruditus*, можно отметить, что она топографически и функционально соответствует аналогичной системе органов других хейлетид (Summers, Witt, 1971), а также некоторых тромбидиформных клещей (Blauvelt, 1945; Mitchell, 1962 а, в; Mathur, LeRoux, 1965). В большей степени это относится к хелицеральным, глоточным и внешним мышцам гнатосомального комплекса, которые обеспечивают доступ к источнику пищи, а также ее поглощение (Беккер, 1935; Blauvelt, 1945; Акимов, Ястребцов, 1981; Акимов, Горголь, 1984; Andre, Remacle, 1984). Что касается мышц идиосомы, то их комплекс у *Ch. eruditus* значительно обеднен по сравнению с другими тромбидиформными клещами (Mitchell, 1962 а, в; Mathur, LeRoux, 1964) и представлен лишь дорсовентральными мышцами, оказывающими помощь перистальтике кишечника. Генитальные и ректальные мышцы выполняют лишь свои узкоспециализированные функции.

В мышечной системе клещей *Ch. eduritus* наибольший интерес вызывают мышцы, а также элементы скелета педипальп и ходильных конечностей — органов, обеспечивающих успех поиска и захвата добычи (жертвы).

Как уже указывалось при описании, среди мышц гнатосомального комплекса наиболее мощной мускулатурой обладают базальные членики педипальп. Наряду с одномыщелковой артикуляцией это делает педипальпы мощным орудием захвата жертвы. Непосредственно захват

жертвы осуществляется за счет движения терминальных члеников педипальп, снабженных мощным когтем. Коготь отделен от тибии мембраной, что предохраняет его от повреждений при резких движениях во время захвата жертвы. Мембрана также позволяет когтю, лишенному собственной мускулатуры, без видимых ограничений синхронизировать свои движения с конвульсивными движениями жертвы. Визуальные наблюдения за живыми клещами показали, что при собственно питании хищника его педипальпы отводятся в стороны и уже до конца приема пищи участия в удержании добычи не принимают.

Изучение строения мышечной системы, а также элементов скелета позволило установить полную гомологию их члеников с члениками ходильных конечностей. В. И. Волгин (Волгин, 1969) в педипальпах *Ch. eruditus* выделял пять подвижных члеников: вертлуг, бедро, колено, голень и лапку. Однако, исходя из топографии мышц и скелетных элементов, у *Ch. eruditus* установлена значительная редукция трохантера (вертлуга), который практически слит у этого вида клещей с гнатококсой. Он не имеет собственной мускулатуры и представлен лишь небольшим склеритом на аксиальной поверхности гнатококс. По-видимому, мышцы трохантера вошли в состав прикрепляющихся к фемуру мышц, управляющих движением всего терминального комплекса педипальп.

Следует также отметить, что в отличие от ходильных конечностей, в педипальпах *Ch. eruditus* не обнаружено структуры, аналогичной амбулакруму ходильных конечностей. В целом педипальпы *Ch. eruditus* представлены неподвижной коксой (гнатококсой) с причлененным к ней рудиментированным трохантером, гипертрофированным фемуром, небольшим гену (колено), тибией с антиаксиальным выростом в виде когтя, и тарсусом. Гребневидные щетинки тарсуса не являются гомологами амбулакрума ходильных конечностей, так как в отличие от них не имеют собственных мышц.

Что касается ходильных конечностей *Ch. eruditus*, то в основе их функционирования лежит схема, типичная для функционирования конечностей клещей в целом (Акимов, Ястребцов, Войтенко, 1986). Однако при этом существуют все же некоторые отклонения, которые связаны, в первую очередь, с фиксированной, как и у других тромбидиформных клещей, коксой *Ch. eruditus*. В связи с этим базальный членик конечностей представлен только одним подвижным члеником — трохантером, который за счет мышц-антагонистов и особенностей артикуляции с коксой и фемуром обеспечивает движение во всех взаимноперпендикулярных плоскостях. Неподвижная кокса является основным местом прикрепления мышц-антагонистов, а внешние мышцы ходильных конечностей практически отсутствуют. Таким образом, терминальный комплекс конечности *Ch. eruditus* представлен гомономными элементами.

Все выше отмеченные особенности ходильных конечностей *Ch. eruditus* в значительной степени обусловливают достаточно четко выраженную их разнокачественность. Метрические характеристики (табл. 2), а также визуальные наблюдения за первой парой ног *Ch. eruditus* свидетельствуют о том, что она в основном выполняет тактильные функции,

Таблица 2. Метрические характеристики ходильных конечностей

Пара ног	Индекс формы члеников					Усилия на конце терминального комплекса
	трохантер	фемур	гену	тибия	тарсус	
I	1,09	0,29	0,36	0,14	0,11	0,027
II	1,50	0,47	0,40	0,39	0,24	0,053
III	2,70	0,70	0,42	0,60	0,32	0,086
IV	1,00	0,60	0,53	0,34	0,30	0,079

в то время как локомоторные выполняются ею весьма посредственно и спорадически. Основная локомоторная функция выполняется II—IV парами ног. Причем IV пара конечностей осуществляет также и опорную функцию при неподвижном состоянии клещей, стабилизирует (уравновешивает) тело хищника при движении.

Несмотря на то, что по своим метрическим характеристикам (табл. 1) конечности *Ch. eruditus* являются типично бегательными, у них, в отличие от таковых других клещей (Ястребцов, 1986), обладающих высокой мобильностью, отсутствуют на члениках всех конечностей специализированные демферные структуры. Кроме того, амбулакральный аппарат *Ch. eruditus* развит довольно слабо. Он не позволяет хищнику достаточно надежно фиксироваться на субстрате и не может, учитывая высокую двигательную активность *Ch. eruditus*, предохранить их конечность от деформации.

Акимов И. А., Горголь В. Т. Строение и функции пищеварительной системы клеща Bakericheyla chanayi (Trombidiformes, Cheyletidae) — эктопаразита птиц // Паразитология.— 1984.— **18**, № 1.— С. 15—23.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Строение и функции мышц ротового аппарата клеща Tetranychus urticae (Trombidiformes, Tetranychidae) // Вестн. зоологии.— 1981.— № 3.— С. 54—59.

Акимов И. А., Ястребцов А. В., Войтенко С. В. Особенности строения и принципы локомоции конечностей некоторых гамазовых клещей (Mesostigmata, Gamasina) // Там же.— 1986.— № 1.— С. 71—74.

Беккер Э. Г. Челюстной аппарат паутинного клещика Tetranychus telarius и его отправления в связи с вопросом о химической борьбе с клещиком // Зоол. журн.— 1935.— **14**, № 4.— С. 637—654.

Волгин В. И. Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны.— Л.: Наука, 1969.— 432 с.

Горголь В. Т., Барабанова В. В. Активность некоторых пищеварительных ферментов как показатель хищничества клеща Cheyletus eruditus (Schrank) (Cheyletidae, Trombidiformes) // Докл. АН УССР. Сер. Б.— 1979.— № 10.— С. 855—858.

Горголь В. Т. Особенности строения и функционирования пищеварительной системы некоторых клещей-хейлетид в связи с их хищничеством и паразитизмом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1985.— 23 с.

Родионов З. С., Фурман А. В. Взаимоотношение растительноядных и хищных клещей // Зап. Моск. ун-та. Зоология.— 1940.— **42**.— С. 197—201.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М.: Высш. шк., 1957.— 448 С.

Ястребцов А. В. Скелетно-мышечная система гамазовых клещей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1986.— 24 С.

Andre H. M., Remacle C. Comparative and functional morphology of the gnathosoma of Tetranychus urticae (Acari : Tetranychidae) // Acarologia.— 1984.— **25**, N 2.— P. 179—190.

Blauvelt W. E. The internal morphology of the common red spider mite Tetranychus telarius (Linn.) // Mem. Cornell. Univ. Agric. Exper. St.— 1945.— **270**.— P. 1—36.

Boczek J. Biologia i ekologia sierposza rozkruszkowca (Cheyletus eruditus) (Schrank, 1781) (Acarina, Cheyletidae // Prace nauk. Inst. Ochrony Roślin (Warszawa).— 1959.— **1**, N 2.— P. 175—229.

Hughes T. E. Mites of the Acari.— London: Athlone Press, 1959.— 225 p.

Mathur S. N., LeRoux E. J. A description of the mouthparts and feeding mechanism of valve mite Allothrombium lerouxi Moss (Trombidiformes, Trombidiidae) // Ann. entomol. Soc. Quebec.— 1965.— **10**, N 1.— P. 33—61.

Mitchell R. D. The musculature of a trombiculid mite. Blankartia acuscutelaris (Walch.) // Ann. entomol. Soc. Amer.— 1962a.— **55**.— P. 106—119.

Mitchell R. D. The structure and evolution of water mite mouthparts // J. Morphol.— 1962b.— **110**, N 1.— P. 41—59.

Pulpan J., Verner P. H. Control of Tyrophagus mites in stored grain by the predatory mite Cheyletus eruditus (Schrank) // Can. J. Zool.— 1965.— **43**, N 3.— P. 417—433.

Summers F. M., Witt R. S. The gnathosoma of Cheyletus cacachuamilpensis Baker // Proc. Soc. Wash.— 1971.— **73**.— P. 158—168.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 23.03.84